Englands grösstem Physiologen
in treuer Verehrung gewidmet

vom Verfasser

Halle, 6.III.05

13.

Das Anpassungsproblem in der Physiologie der Gegenwart.

Ein Essay

von

Professor Dr. **Armin Tschermak** (Halle a. S.).

Der Begriff der Anpassung als einer allgemeinen Eigenschaft der lebendigen Substanz ist heute zu einer der führenden Ideen in der Biologie geworden, nicht bloss in der botanischen und zoologischen Morphologie, in der Entwicklungsmechanik und Phylogenetik; jener Gedanke beherrscht in der Gegenwart ganz wesentlich auch die Lehre von den Lebensfunctionen, die Physiologie. Von sehr verschiedenen Seiten her ist man auf dieses Gebiet gelangt. Diesen Werdegang zu schildern, die umfassende Bedeutung des Problems überhaupt kurz zu kennzeichnen, sei die Aufgabe dieser Skizze, welche schon zufolge der gebotenen Kürze nur unvollständig ausfallen kann.

Der Kernpunkt des Fortschrittes lag auf dem Felde der *allgemeinen Physiologie*, in der *Reizlehre.* Hier brach zunächst die subjectivistische Sinnesphysiologie mit der Vorstellung, dass Reiz und Reizeffect, Art und Grösse der Einwirkung und der Erregung identisch seien oder in einer einfachen, constanten Beziehung stünden. Schon Joh. Müller[1]) hatte die „Natur" der gereizten und erregten lebendigen Substanz als mitentscheidend erkannt, ja als das für die Erregungs*weise* allein Bestimmende erklärt: der Satz von der Unabhängigkeit der Effectqualität von der Reizqualität, die Lehre von der specifischen Energie. — Erinnert sei auch an die geistvollen Betrachtungen Rob. Mayer's[2]) ebenso Cl. Bernard's[3]) über Auslösungen, in welch letzteren der Anstoss, der „Reiz" wohl die Ursache abgibt für die Umwandlung einer Energieform in die andere, nicht aber die Ursache der Endwirkung ist. Ostwald's und

Bredig's[4]) bedeutsame Studien über Katalyse, als z. Th. specifische Beschleunigung spontaner Reactionen, schliessen sich hier an.

Auf der anderen Seite hat die neuere Physiologie, speciell durch die Verdauungsstudien I. P. Pawlow's[5]) mit der älteren Vorstellung gebrochen, dass alle möglichen Reizqualitäten oder wenigstens eine sehr grosse Zahl derselben auf die einzelne lebendige Substanz wirksam sei. Es ward vielmehr eine oft sehr erhebliche Beschränkung der qualitativen wie quantitativen Reizbarkeitsbreite als Thatsache erkannt. Die elective oder specifische Reizbarkeit der Magendrüsen gegenüber bestimmten nervösen, psychischen und bestimmten chemischen Erregern, ihre Unerregbarkeit — im Gegensatze zu den Schleimzellen und der Magenmusculatur — gegenüber mechanischen Reizen hat uns Pawlow als classisches Beispiel kennen gelehrt.

Die Erkenntnis, dass die „Natur" des Reizobjectes zeitlebens schwankt, dass der Reizeffect auch von dem *jeweiligen Zustande* bestimmt wird, ja dass der Reiz selbst eine Zustandsphase zerstört und eine neue schafft — diese speciell von E. Hering[6]) begründete Erkenntnis führte alsbald zum Anpassungsproblem. Hering gab die classische Formulierung: der Reiz vermag je nach seiner Qualität und Quantität, je nach der Natur und dem Zustande des Reizobjectes dessen autonomes Stoffwechselgleichgewicht in bestimmten Richtungen und in bestimmtem Ausmaasse zu stören — dem Reiz kommen in Bezug auf ein gegebenes Reizobject, also nicht absolut, sondern correlativ bestimmte *Reizwerthe* oder *Valenzen* zu. Während der Einwirkung des Reizes, also während der Stoffwechsel nach bestimmten Richtungen d. h. in seinen assimilatorischen wie dissimilatorischen Componenten gesteigert oder gemindert wird, sinkt durch eine eigenartige Selbststeuerung die Erregbarkeit und damit die Grösse der Erregung nach eben diesen Richtungen hin. Im Falle einer *antagonistischen* Organisationsweise*), wie sie z. B. im Auge in Form der Componentenpaare Weiss-Schwarz, Roth-Grün, Gelb-Blau, im Temperatursinne als Warm und Kalt gegeben ist — auch auf dem Gebiete von Geruch, Geschmack, Bewegungsempfindungen fehlt es nicht an Analogien, — in diesem Falle wächst in gleichem Maasse die Erregbarkeit nach der gegensinnigen Richtung.

---

*) Dieselbe bedingt die Erscheinungen der Compensation oder Subtraction, d. h. des Einanderaufhebens gewisser Reizvalenzen oder Erregungscomponenteu. So ergeben nach Hering sog. complementäre Lichter darum uuter gewissen Bediuguugeu eine farblose Mischung, weil dann ihre farbigen Valenzen gerade aequivalent sind und sich gewissermaassen binden, während die farblosen Reizwerthe der beiden Lichter vereint allein zur Empfindungswirkung kommen. Trotz Addition der physikalischen Reize resultiert infolge einer angeborenen Einrichtung des Sehorgans eine physiologische Subtraction der gegenfarbigen Erregungen. Der unzulässige Analogieschluss aus der Beschaffenheit der Reize auf jene der Reizeffecte ist der principielle Mangel aller Additionstheorien der sog. Farben- d. h. Lichtermischung, speciell der Erzeugung des Weiss[7]). — Dieselbe Subtraction findet statt zwichen der durch Contrast erzeugten Schwarzerregung und der Weisserregung seitens des verstreuten Lichts — ein biologisch hochbedeutsames Verhalten, welches speciell durch die Erscheinungeu der Irradiatiou illustriert wird [Mach, Hering[8])].

Das Reizobject geht aus der Störungsphase, sei sie Erregung im engeren Sinne oder Hemmung, in einen neuen Zustand über, in ein allonomes Stoffwechselgleichgewicht (E. Hering). Der Reiz wird durch die specifische Anpassung der Erregbarkeit, durch Adaptation scheinbar unwirksam: er wird zur speciellen Bedingung für den neuen Zustand. Energieverschiebungen in der Aussenwelt vermögen also bei gewisser Qualität und Intensität den Stoffwechsel der lebendigen Substanz in bestimmter Weise zu stören, reizend zu wirken. Durch die Adaptation werden sie weiterhin zu Lebensbedingungen, zu Erhaltern eines bestimmten Adaptationszustandes, den wir auch *Tonus* im allgemeinsten Sinne nennen könnten.

Beispiele für dieses Hervorgehen eines speciellen Zustandes oder Tonus aus einer Erregung oder Hemmung bietet der Hell-Dunkeladaptationszustand des Auges mit Steigerung der Weisserregbarkeit bis zu einem gewissen Maximum bei Lichtabschluss, Minderung derselben je nach den Beleuchtungsgraden[7]). Ein Gleiches gilt von der chromatischen Stimmung des Auges, von der Stimmung des Temperatursinnes, von den beiden gegensätzlichen Arten des Elektrotonus, wie sie der constante Strom am Nerven hervorbringt, ferner vom Belastungszustand des Skeletmuskels Ed. [Weber, thermische Parallele von Heidenhain und Ad. Fick[9])] — mit dem eine Aenderung der Leistungsfähigkeit in der ganzen Muskelfaser einhergeht, auch wenn die Belastung nur eine locale ist [barynogene Allodynamie, A. Tschermak[10])]. Des weiteren sei angeführt der Füllungszustand der Hohlmuskeln (Straub[11]) — als Bedingung der automatischen Rhythmik am Schneckenherz erkannt von Biedermann[12]). Auch die vagotonischen Zustände des Herzmuskels, speciell dessen neurogene Allodynamie (F. B. Hofmann[13]), und damit der Innervationstonus überhaupt, sei er automatisch oder reflectorisch, können hier genannt werden, obzwar es sich hiebei um Adaptation an einen sog. inneren Reiz handelt. Damit ist auch der tiefere Sinn angedeutet für die Unterscheidung von zweierlei Innervationsverhältnissen, der tonischen oder Zustandsinnervation [z. B. des Herzvagus, des Nervus depressor als Reflexnerv der Aorta nach Köster-Tschermak[14]), des Sympathicus für Pupille und Ohrgefässe] und der vorübergehenden Alterationsinnervation, beispielsweise der willkürlichen Innervation der Skeletmuskeln.

Die Geschwindigkeit, mit welcher die Adaptation eintritt, sowie das Ausmaass der Zustandsänderung ist speciell verschieden je nach dem Ausgangszustande. Man denke an die anfängliche Verlangsamung des Dunkeladaptationsvermögens des Auges durch vorangegangene hochgradige Helladaptation und Blendung, an die Ermüdbarkeit des Dunkeladaptationsvermögens überhaupt (A. Tschermak[15]). Die Adaptationscurve bezw. die Grenzcurve, in welcher der Reiz eben noch anwachsen darf ohne eine sinnfällige Erregung oder Hemmung auszulösen, liesse sich wenigstens auf gewissen Gebieten angenähert bestimmen. — Von besonderem Einflusse auf den zeitlichen Ablauf der Anpassung der Erregbarkeit ist weiterhin die Individualität, eventuell nach Typen abgestuft, und

das Lebensalter. Im allgemeinen bedeutet Jugend raschere und weitergehende Adaptationsfähigkeit.

Durch die geänderte Reaction auf neuerliche Reize, durch die nunmehr geänderten Valenzen derselben Reize wie zuvor verräth der neue Zustand seine Besonderheit, die wir im Detail charakterisieren nach den phaenomenalistisch zunächst gesonderten Einzelvermögen wie Anspruchsfähigkeit für natürliche wie künstliche Reize, Leistungsfähigkeit, Leitungsvermögen, Rhythmik, nach Vertheilung der elektrischen Spannung, welch letztere wir, allerdings nicht einfach parallel, mit der Leistungsfähigkeit des Muskels sich ändern sehen [Bernstein und Tschermak[9])].

Das bisherige Bestehen eines neuen Zustandes documentiert sich nicht weniger deutlich dadurch, dass eine weitere Aenderung der äusseren Bedingungen, speciell der Wegfall des „überwundenen" Reizes eine neuerliche Störung, eine *Oeffnungsreaction* zur Folge hat — und zwar auch dann, wenn die voraus — gehende Adaptation noch keine vollkommene oder vollendete war. Es sei nur an die subjective Erscheinungsweise der Oeffnungsreaction als Nachbild innerhalb des Gesichtssinnes erinnert, mit seinem selbsständigen Ablaufe der farblosen und der farbigen Componenten (C. Hess[16]), mit seinem wesentlich gegensätzlichem Charakter an Helligkeit, Farbe, Bewegungsrichtung nach längerdauernder Reizung. Analoge Nachbilder bieten die Temperatur-, die Drehungs- und Fortbewegungsempfindungen. Auch der interessanten Erscheinung sei gedacht, dass die bei Dauerreizung eintretende Steigerung der gegensinnigen Erregbarkeit schliesslich, noch bei Fortbestehen des Reizes, zu einer „spontanen" gegensinnigen Erregung selbst führen kann: das Hervortreten des negativen Nachbildes noch während der Betrachtung des Vorbildes, die simultane Lichtinduction oder gleichfarbige Induction nach Hering[17]).

Dass die Oeffnungszuckung bei Anwendung des constanten Stromes, die elektrotonischen Nachwirkungen, ebenso die noch genauer zu studierenden Folgeerscheinungen bei Aufhebung eines tonischen Innervationsverhältnisses sich derselben Betrachtungsweise fügen und dadurch ein weiteres allgemeinphysiologisches Interesse gewinnen, sei nur kurz erwähnt. Haben wir doch gerade in der Anwendung des constanten Stromes auf Nerv und Muskel ein vorzügliches didaktisches Mittel, um die Grundbegriffe der allgemeinen Reiz- und Adaptationslehre zu veranschaulichen und einzuprägen. Am besten demonstrieren wir als Gegenstück zugleich die Wirkung eines mässig satten Farbglases auf das Auge: die Phase der Reizwirkung, individuell verschieden lang, und dadurch erinnernd an die verschiedenrasche Adaptation des Praeparates vom Warmfrosch und Kaltfrosch an den constanten Strom — weiterhin das Stadium der vollendeten Adaptation, endlich den gegensinnigen Oeffnungseffect. Nicht minder lehrreich ist die Parallele des subjectiven und des objectiven Erscheinungsgebietes für das Phaenomen des Einschleichens d. h. des Ausbleibens einer sinnfälligen Reizwirkung, wenn der Reiz so langsam anwächst, dass das

Adaptationsvermögen folgen kann — gleichwohl hat auch nunmehr Wegfall des „Reizes“ eine gegensinnige Oeffnungswirkung. Analoges gilt vom Ausschleichen, also vom Ausbleiben eines sinnfälligen Oeffnungseffectes. Zum optischen Versuche schiebt man zweckmässig successive eine schwach tingierte Glasplatte vor die andere oder benützt einen Keil farbigen Glases.

Der Anpassungscharakter in der automatischen Regulierung der Erregbarkeit, im Adaptationsvermögen tritt uns allerdings erst deutlich entgegen, wenn wir die Fälle von Adaptation an die naturgemässen, sog. adaequaten Factoren — so des Auges an Licht, des Muskels an Last — genauer analysieren. Auch hier hat Hering die grundlegende Thatsache am Sehorgan festgestellt, dass es in einem gewissen „mittleren“ Helladaptationszustande die höchste Leistung an Unterschiedsempfindlichkeit für Helligkeit und Farbe sowie an Formensinn oder Sehschärfe aufweist (vgl. auch S. Garten[18]). Schon dadurch war der Ermüdungsbegriff in seiner alten Fassung beseitigt. — Die Art und das Ausmaass eines localen Reizeffectes wird bei den als Mosaik functionierenden Sinnesorganen, so für den optischen Licht-, Farben- und Bewegungssinn, für den Temperatursinn und den haptischen Bewegungssinn, auch noch gegensätzlich mitbestimmt von dem jeweiligen Verhalten der Umgebung, vom sog. simultanen Contraste. Auch für diese Seitenwirknng besteht Adaptation der Erregbarkeit. Doch sei dies hier nur nebenbei bemerkt.

Die allgemeine Nutzleistung der Hell-Dunkeladaptation wie der chromatischen Stimmungsänderung des Auges erkannte Hering darin, dass Dank dieser Einrichtung der subjective Eindruck der Aussendinge an Helligkeit und Farbe innerhalb weiter Grenzen *derselbe* bleibt, wenn auch das beleuchtende gemischte Licht, speciell das Tageslicht, sich an Intensität und Qualität sehr erheblich ändert. Nur auf Grund der resultierenden „Unabhängigkeit“ von Eindruck und Beleuchtung schreiben wir den Aussendingen eine ihnen eigenthümliche, constante Helligkeit und Farbe zu und vermögen sie nach dieser wiederzuerkennen.

Kaum ein anderes Beispiel illustriert so handgreiflich den *Anpassungsvorgang als eine specifisch „nützliche“ Veränderung* oder, allgemeiner gesagt, als eine auf einen specifischen Nutzeffect *gerichtete* exogene Variation; dieselbe kommt ja nicht selten, zumal als Anpassung an pathologische Veränderungen noch *vor* Erreichen des Nutzeffectes zum Stillstand. Dieser Nutzeffect besteht entweder in der Erhaltung der normalen Leistung trotz geänderter, speciell minder günstiger Verhältnisse oder im Aufbringen einer neuen Leistung, sei sie ein Surrogat für die normale oder entspräche sie erst den neuen Bedingungen (anpassungsmässiger Functionswechsel). Endlich kann es sich um blosse Beseitigung oder Compensation einer eingetretenen schädlichen Veränderung handeln.

Nicht minder fruchtbar als für die allgemeine Physiologie hat sich die *Anpassungsidee in der speciellen oder Organphysiologie* erwiesen. Ja, das einschlägige Material und Detail ist so umfangreich, dass hier nur wenige Andeutungen bezüglich einzelner Arbeitsrichtungen gegeben werden können.

Die centrale Stellung gebührt der neuen Aera der Verdauungslehre, wie sie I. P. Pawlow[5]) begründet hat. Ich darf mich gerade hier mit wenigen Hinweisen begnügen. Die anpassungsmässige Abstufung nach Quantität und Qualität des Secretes, speciell nach Concentration, Wirkungsbedingungen und absoluter Menge der Fermente (berechnet nach dem Schütz-Borissow'schen Gesetz), ward zunächst für die Arbeit der Magendrüsen und des Pankreas (besonders durch A. A. Walther[19]) festgestellt, dann aber auch für die Speicheldrüsen, die Drüsen des Dünndarms und für die Abscheidung wie Secretion der Galle. Doch nicht bloss für die chemisch angeregte Magensecretion, auch bereits für den psychogenen oder Appetitssaft, wie er bei Scheinfütterung erhalten wird, hat sich eine zweckmässige Variation je nach dem Futtermittel ergeben (Sokolow[20]). Gewiss ist die Bedeutung zahlreicher Einzelheiten im Secretionsverlaufe noch unklar, manche sind vielleicht nur correlativ nothwendige Begleiterscheinungen zu den eigentlichen Anpassungsvorgängen. Ebenso fehlt es nicht an Beispielen für die Individualität und Begrenztheit des Anpassungsvermögens, welche aber doch z. B. das Wiederauftreten des milchzuckerspaltenden Fermentes im Pankreassaft erwachsener Thiere bei Milchregime gestattet [Weinland[21]), F. A. Bainbridge[22])]. — Auf die zweite führende Idee in dem Werke der Pawlow'schen Schule, die Feststellung einer electiven oder specifischen Reizbarkeit der einzelnen Abschnitte des Digestionstractus[5]) wurde schon Eingangs hingewiesen. Als Hauptpunkte seien hervorgehoben die Erkenntnis der psychischen Erreger (des Appetits, des Eckels, der Ueberreizung) für die Arbeit der Speichel- und Magendrüsen, die Feststellung ganz bestimmter chemischer Erreger, speciell der Wirksamkeit des Secretes des höheren Magendarmabschnittes auf den tieferen, andererseits der Nachweis eines activierenden Effects von Darmsaft und Galle (Kinasen) auf die Profermente des Pankreas, endlich die Beschränkung der mechanischen Reizwirkung (Trockenheitsreiz in der Mundhöhle, Unwirksamkeit mechanischer Reizung an sich auf die Secretion von Magensaft und Pankreassaft). Der Angriffsort und der Weg jener Ferneffecte ist noch Gegenstand detaillierter Studien: die Alternative lautet neurogene Wirkungsweise, also Chemoreflex oder haematogener Ferneffect, wie ihn speciell Bayliss und Starling[23]) für die Erregung der Pankreassecretion durch ein inneres Secret („Secretin") der directsgereizten Darmschleimhaut annehmen.

Aehnliches wie von der Arbeit der Verdauungsdrüsen gilt wohl auch von den Vorgängen der *inneren Secretion*, welche nur zum Theil genauer erforscht sind. Ich denke hier einmal an die Spaltungs- oder Verdauungsvorgänge in den Geweben, durch welche Material aus den circulierenden Körpersäften behufs Aufnahme in die einzelnen Zellen „aufbereitet", also gewissermaassen in

Bausteine zerlegt wird, welche zum speciellen Assimilationsprocesse in der betreffenden Zelle geeignet sind. Im Detail festgestellt ist bereits der anpassungsmässige, correlativ variante Charakter jener Fermentationsvorgänge, welche die Mobilisierung der in den einzelnen Geweben deponierten Reservesubstanzen, ihre Überführung in sog. Transmodificationen veranlassen. Als Beispiele seien genannt das wechselnde Ausmaass der Saccharificierung des Glykogens wie der Blattstärke, der abgestuft verschiedene Verbrauch der einzelnen Gewebsarten im Hungerzustande — ein Verhalten, welches die Vermuthung nahelegt, dass ähnlich wie beim Lachs die Geschlechtsproducte sich auf Kosten der fettig degenerierenden Rumpf-Muskeln entwickeln (Miescher[24]), so hier die lebenswichtigen Organe durch eine anpassungsmässige Steigerung des Verbrauches der minderwichtigen Organe, speciell des Fettgewebes und der Drüsen, relativ geschont, die letzteren also zu dem stets nothwendigen „Nachbau" der ersteren verwendet werden. — Auf der anderen Seite ist eine anpassungsmässige Variation nicht zu verkennen bezüglich derjenigen Secrete, welche in den Säftestrom abgegeben werden. Dieses Verhalten ist noch relativ wenig studiert an solchen Secretoren und Producten, welche eine bestimmte Beziehung zum Stoffwechel anderer Organe des Körpers besitzen, wie die Schilddrüse, die Hypophysis und vielleicht auch die Zirbeldrüse zum Centralnervensystem, die Nebennieren zu den Blutdrucksregulatoren, das Pankreas zur Zuckerzerstörung im Muskel (O. Cohnheim[25]). Auch die Frage, inwieweit die correlative Ausbildung gewisser Organe durch innere Secretion vermittelt wird, sei hier nur gestreift. — Ein reiches Beobachtungsmaterial zu dem in Rede stehenden Problem betrifft hingegen die Secretion der als Antikörper zusammengefassten Substanzen, mit denen uns eine neubegründete Specialwissenschaft, die Biochemie des Serums, unter Ehrlich's[26]) genialer Führung bekannt gemacht hat. Wir finden hier specifisch verschiedene Reizbarkeit der einzelnen Gewebsarten für die von aussen eingeführten Reizmittel z. B. Bakterien oder Bakterientoxine, fremdes Blut, ferner anpassungsmässige Production ganz specifischer Secrete oder Antikörper seitens derselben Gewebsarten — von Ehrlich gedeutet als Überschussbildung für die mit Beschlag belegten Seitenketten, an welche das Reizmittel innerhalb der betreffenden Zellarten gebunden wird. Die betreffenden Theilmolekel, welche unter Umständen selbstständig werden und als nunmehrige Schutzstoffe (zuvor hingegen Vergiftungsvermittler!) im Blute kreisen, sind nach Ehrlich Producte der normalen Zellthätigkeit und stellen zum Theil Receptoren der Gewebszellen zur Bindung ganz bestimmter Nahrungsstoffe dar.

Schon die Anpassung des Allgemeinstoffwechels documentiert sich in der Erhaltung wesentlich gleicher Leistungen, speciell in der Production derselben Organbestandtheile trotz weitgehend variierter Nahrungsweise. Analoges gilt von der adaptativen Veränderung der Chromophylle, durch deren Vermittelung die bunten Pflanzen die Sonnenenergie zur Assimilation verwerthen: die Alge Oscillaria nimmt unter farbiger Belichtung eine gegensinnige Farbe an d. h.

sie wird zur Absorption und assimilatorischen Ausnutzung des eben einfallenden farbigen Lichtes befähigt. Diese Umstimmung dauert längere Zeit nach, ist sogar „erblich" (Engelmann und Gaidukow[27]). Aehnliche Adaptationserscheinungen bieten bezüglich Phototaxis (Lichtstimmung) und Thermotaxis die Schwärmsporen der Algen sowie die Myxomyceten dar (Strasburger, Stahl[28]). Auf die Anpassung der Laubblätter an die Beleuchtung (u. a. Stahl, Wiesner), zahlreicher Thierrassen an extrem hohe oder niedere Temperaturen (u. a. Castle) sowie an die chemische Zusammensetzung des Mediums, speciell an dessen Salzgehalt (u. a. Mascart, Schmankewitsch), ebenso auf die Beziehung zwischen Fortpflanzungsweise und Temperatur bei Algen (G. Klebs) und bei Thieren mit Generationswechsel kann hier nicht näher eingegangen werden. — Es schliesst sich an die Regulierung der Wärmeproduction und Wärmeabgabe (M. Rubner), des Gaswechsels (speciell Unabhängigkeit der O-Aufnahme vom Partiardrucke — Pflüger, A. Durig) und der respiratorischen Ventilation, die Regulierung der Blutcirculation (u. a. durch locale active Aenderung des Gefässlumens, Bayliss) und des Lymphstromes — zugleich als eines Ausdruckes der varianten Arbeit der Organe (cellular physiologische Theorie der Lymphbildung — L. Asher[29]).

Specifisch nützliche Variationen wurden nicht weniger an der Muskulatur festgestellt [ähnlich an den Gelenken (R. Fick[30]), an den Sehnen und am Bindegewebe, A. Levy[31])]. Einmal in Form der functionellen Hypertrophie und der Inactivitätsatrophie, in Form der Verkürzung bei dauernder Annäherung der Ansatzpunkte (Marey, Roux, Strasser, Joachimsthal, Demoor[31]). Dann aber auch als regulirter Tonus, wie er z. B. auf Grund der angeborenen sensorischen Verknüpfung, auf Grund des Fusionszwanges die Präcisionseinstellung der beiden Augen auf einen gemeinsamen Fixationspunkt besorgt — trotz gewiss oft erheblicher angeborener Differenzen in den beiden Hälften des oculimotorischen Apparates (F. B. Hofmann und A. Bielschowsky[32]). Andererseits können sich gewisse Muskeln, die man aber nur schematisch als Antagonisten bezeichnen kann (R. du Bois-Reymond[33]), sowohl für die vorübergehende, alterative z. B. willkürliche Innervation als bezüglich des Tonus gegensätzlich verknüpfen; sie regulieren dadurch einander, so dass Contraction des einen Muskels von Erschlaffung des anderen begleitet ist (Sherrington, H. E. Hering[34]).

Ganz besonderes theoretisches wie praktisches Interesse beanspruchen die Studien, welche die anpassungsmässigen Form- und Structuränderungen behandeln, von denen die mechanischen Gewebe bei Thieren entsprechend Zug und Druck, also gemäss der functionellen Reizung betroffen werden [Jul. Wolff und Culmann, Roux, Gebhardt[35, 36])]. Hierher gehört vor allem der Umbau der foetalen Knochenarchitektur wie der mikroskopischen Structur — je nach den individuellen Belastungsverhältnissen beim normalen wie abnormen Stehen, Sitzen und Gehen — während der zweiten Ossificationsperiode, der Periode des functionell ausgelösten Knochenwachsthums (im Gegensatze zu der ersten

Periode des selbstständigen Knorpelwachsthums und der nachfolgenden Verknöcherung, W. Roux): Anhäufung von Knochensubstanz an den Stellen der grössten *statischen* Druckspannung im Gegensatz zu den rein localen sog. Druckschwundvorgängen (Roux[37]), Repräsentierung des Verlaufes der maximalen *Zug-* und *Druckspannungen* als Spongiosaarchitektur — *nicht* Ausdruck der maximalen *Abscherungs*spannungen (Gebhardt[38]), wie in den passiv erzeugten Liniensystemen massiver todter Versuchskörper [Hartmann, Mohr, Martens u. a.[39])] u. s. w. — Gegenüber der Lehre J. Wolff's einer so zu sagen ausschliesslich adaptativen Formbestimmung ward allerdings von Roux[40]), Triepel[41]), Gebhardt[38]) gezeigt, dass mannigfache Abweichungen bestehen von der streng mathematischen Form, speciell vom Princip: Maximum an Widerstandsfähigkeit — Minimum an Material, wie das schon die Stossfestigkeit bedingt. Die Structur des Knochens selbst, speciell die Rundmaschenspongiosa begünstigt hinwiederum ausgebreitete, statische Belastungen bezüglich ihrer Fortleitung gegenüber localen und kurzdauernden, sie bevorzugt die Entstehung von Zug- und Druckspannungen gegenüber anderen, speciell vor Schubspannungen (Gebhardt[38]). — Neben den Factoren der functionellen Anpassung sind jedoch weitgehende Vererbungserscheinungen bezüglich Knochengestalt und Architektur nicht zu verkennen (Zschokke, Solger, Eimer, W. Roux, Gebhardt[42]). Doch sei damit der Excurs in das selbstständig entwickelte Gebiet der functionellen Morphologie der Thiere und Pflanzen abgeschlossen; um eine auch nur annähernd vollständige Übersicht desselben zu geben, wäre eine gesonderte Darstellung erforderlich.

Neben der Verdauungslehre und der Lehre vom Aufbau der mechanischen Gewebe hat speciell die neuere Sinnesphysiologie viel zur Illustration und Bearbeitung des Anpassungsproblems beigetragen. Gerade hier, wie am Nervensystem überhaupt, schaffen die erworbenen Anpassungseffecte gleichsam ein Gegengewicht gegen den Reichthum angeborener Anlagen. Für das Nervensystem im allgemeinen seien kurz genannt die erworbene Lösung von Mitbewegungen, der Erwerb von Bewegungsassociationen, die Aenderung der Reactionsweise durch Übung, Gedächtnis[43]) wie sog. empirische Motive überhaupt. Es sei auch erinnert an die vielbehandelte Frage, wie die oft staunenswerthe Regulierung oder Compensation nach experimentellen wie pathologischen Zerstörungen im Gehirn und Rückenmark zu Stande kommt[43a]). Eintreten homologer Gebilde für einander z. B. der einen Hemisphäre für die andere, dann die allerdings nicht gleichgeartete Ersatzleistung durch Vermittelung heterologer Gebilde — z. B. Leitung der Bewegungen durch das Auge bei Verlust des Muskelsinns, endlich Selbständigwerden der tieferen Nervencentren (sudsidiäre Automatie — wie an den einzelnen Herzabschnitten) bilden hier die Haupfactoren.

Mit specieller Rücksicht auf die Sinnesorgane ward bereits oben die Anpassung der Erregbarkeit behandelt. Auch darf ich mich hier umso eher kurz fassen, als ich bereits an einem anderen Orte eine Darstellung „Über physiolo-

gische und pathologische Anpassung des Auges"[44]) gegeben habe und die neueren Studien ganz vorwiegend eben dieses Sinnesorgan betreffen. Es sei daher nur auf die reiche Ausbeute hingewiesen, welche das Studium der Anpassungserscheinungen in dem pathologischen Falle des Schielens zu Tage gefördert hat. Dieselben betreffen in erster Linie das sensorische Zusammenarbeiten der beiden Augen, ihren relativen Antheil am Gesammteindrucke [Sachs, Gandenzi[45]), Tschermak's[46]) innere Hemmung der Eindrücke des Schielauges — regional verschieden, Schlodtmann[47])] und ihre Sehrichtungsgemeinschaft (Tschermak[46]). Adaptative Veränderungen zeigt aber auch der oculimotorische Apparat, speciell bezüglich der tonischen Erhaltung und Aenderung der Schielstellung [A. Bielschowsky[48]), Schlodtmann[47])], sowie die Verknüpfung der sog. absoluten Localisationsempfindungen: Scheinbar Geradevorne, Scheinbar Gleichhoch mit den Augen mit bestimmten Augenstellungen oder besser gesagt mit bestimmten unbewussten und complicierten Spannungsvertheilungen oder Spannungsbildern an den Augenmuskeln (Tschermak[49]). Die abweichende Stellung des einen, schielenden Auges bedingt es, dass identische Lichtreize nicht an correspondente, sondern an disparate Elemente in den beiden Receptionsflächen, den beiden Netzhäuten vertheilt werden. Dieses Verhalten führt in einer noch nicht aufgeklärten Weise unter gewissen Bedingungen zur Herstellung einer neuen, erworbenen Beziehung der beiden Netzhäute. Diese anomale Sehrichtungsgemeinschaft ist in mehrfacher Hinsicht deutlich verschieden von der angeborenen Beziehung oder Correspondenz, welche auch dann noch so zu sagen im Hintergrunde stehen bleibt. Die erstere documentiert sich als ein Anpassungssurrogat durch ihre unverkennbare Orientierung auf einen spezifisch nützlichen Effect, nämlich auf Wiederherstellung zweiäugigen Einfachsehens trotz des Schielens. Die Minderwerthigkeit oder innere Hemmung der Eindrücke des schielenden Auges erscheint darauf gerichtet das anfängliche, ja mitunter dauernde Doppeltsehen weniger störend zu machen. Doch mögen hier diese Andeutungen genügen: sie sollen zugleich daran erinnern, dass auf dem Gebiete der Pathologie eine Fülle interessanter Anpassungen an den gegebenen pathologischen Zustand zu constatieren ist [Thoma, R. F. Fuchs[50]), Roux[51]), J. Wolff[52]) Nothnagel[53])]. In der Verdauungslehre hat I. P. Pawlow[5]) auch solche Studien bereits eingeleitet.

Bezüglich der physiologischen Anpassungsphaenomene am Auge sei noch daran erinnert, dass die Motive der individuellen Erfahrung zum Theil darauf gerichtet sind die angeborenen Incongruenzen oder Discrepanzen zwischen subjectivem Localzeichen und geometrischer Lage der einzelnen Netzhautelemente zu compensieren. Ein hübsches Beispiel hiefür gibt folgende Beobachtung (M. Sachs und Meller[54]). Die beiden lothrechten Meridiane unserer Augen, von welch ersteren die angeborenerweise vertical-empfindenden Längsmittelschnitte um einen bestimmten Winkel abweichen (Hering, Helmholtz), vermitteln durch Anpassung die Emfindung „rein vertical" (ohne stereoskopischen Effect d. h.

ohne scheinbares Vor- oder Zurücktreten des oberen oder unteren Endes) für einen wirklich lothrechten Gegenstand. Dieser Eindruck „rein vertical und durchwegs einfach, ohne Spaltung der Enden in Doppelbilder“ gilt sowohl für die gewöhnlichen Bedingungen des Sehens als bei unbehindertem Binocularsehen für ein einzelnes leuchtendes Loth im Dunkeln (so wenigstens bei Meller). Einäugig betrachtet erscheint jedoch die Linie nur dann vertical, wenn auch noch andere, umgebende Objecte sichtbar sind. Ebenso erscheint ein an ihr gewonnenes Nachbild des einen Auges schief, sobald dieses Auge geschlossen und nun mit dem anderen Auge fixiert wird. Die praktische Bedeutung des Verticalerscheinens oder „Richtigsehens“ wirklich lothrechter Objecte braucht nicht näher ausgeführt zu werden.

Die im Vorstehenden angedeuteten Anpassungserscheinungen an den einzelnen Organen repräsentieren vielfach — so besonders die erworbenen Abänderungen im Nervensystem und an den Sinnesorganen, ebenso am Knochen- und Muskelgewebe — *primäre* locale Reactionen, mögen solche auch secundäre Allgemeinveränderungen nach sich ziehen. Diesen Anpasssungseffecten stehen jene gegenüber, welche wir als einen wenn auch localen Ausdruck einer Gesammtveränderung oder Umstimmung des Organismus ansehen und demnach als *secundäre Localeffecte* bezeichnen dürfen. Als Beispiele dieser Art seien nur herausgehoben die klimatischen Variationen an den Waldbäumen in den Alpen (langsamer Wuchs und geringer Jahreszuwachs, Cieslar[55]) — alpiner Nanismus überhaupt, G. Bonnier[56]), am alpinen Lein (Verkürzung der Vegetationsperiode), an Eiche, Kirsche und Pfirsich in Brasilien (Immergrünwerden der Blätter statt des herbstlichen Laubfalles und Vermehrung der Stengelinternodien, Wettstein[57]). Hierher gehören auch mannigfache ernährungsphysiologische Abänderungen bei Bakterien, Hefen, Schimmelpilzen sowie die oben erwähnte gegensinnige Farbenänderung der Oscillarien unter farbigem Licht (Engelmann und Gaidukow[27]), nicht minder die Temperaturvariationen der Schmetterlinge (Dorfmeister, Weismann, Standfuss, E. Fischer, u. a.[58]).

Die begriffliche Scheidung der beiden Gruppen von Anpassungseffecten erscheint mir speciell von Wichtigkeit mit Rücksicht auf das Problem der Vererbung, welches kurz gestreift sei — auf die Gefahr hin den hier gewählten Rahmen zu überschreiten. Die vielfältige Beobachtung lehrt uns immer wieder, dass *directe* oder *primäre locale Veränderungen* aus äusseren Ursachen (wie auch Verletzungen und Verstümmelungen) *nicht vererbt* werden, während die localen Folgen exogener Allgemeinveränderungen, also secundäre Localeffecte bezw. Anpassungsreactionen häufig in der Tochtergeneration und allmählich abklingend auch in den folgenden Generationen wiederkehren, nachdem wir die ursprünglichen äusseren Ursachen entfernt haben. Das unberechtigte Zusammenfassen

jener beiden Erscheinungsgebiete hat m. E. die Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften nicht selten verwirrt *). Jener Erblichkeitsunterschied fügt sich, zugleich als eine weitere Stütze, sehr gut der neueren Vorstellung, dass *nicht* die Eigenschaften der Mutter die *Ursache* abgeben für die gleichen Eigenschaften der Tochter, dass keine Abbildung oder Reproduction des übergeordneten Organismus in seinen Sexualzellen stattfindet, dass keine eigentliche Übertragung von Merkmalen auf eigenen Vererbungsbahnen durch den Körper hindurch auf die Keimzellen, nicht erst eine „Prägung" an den Geschlechtsproducten seitens der Elternindividuen geschieht. Die Übertragung oder Reproduktion eines primären Localeffectes würde eine solche Abbildung auf was immer für einem Wege voraussetzen; selbst wenn der erstere zu einer Allgemeinwirkung führt, z. B. Pankreasverlust zu Diabetes, könnte doch diese nicht wieder den ursächlichen primären Localeffect am Tochterindividuum hervorbringen. Die Thatsachen sprechen überhaupt gegen die älteren Übertragungstheorien und für die Parallelitätstheorie der Vererbung. Nach dieser besitzen Mutter und Tochter wesentlich dieselben Eigenschaften, weil sie eben aus demselben specifischen Plasma bestehen. Äussere Factoren vermögen unter gewissen Umständen das gesammte Plasma, bezw. sowohl den Elternorganismus wie die abgegliederten Sexualzellen zu einer wesentlich gleichartigen Reaction zu veranlassen, die sich am Tochterindividuum relativ verspätet manifestiert. Ein solcher Anpassungseffekt ist aber ein paralleler, kein eigentlich reproducierter oder übertragener. Diese Betrachtungen würden weiterhin zu der Frage führen, in wie weit äussere Einwirkung und sog. directe Anpassung („correlative Abänderung" nach Wettstein[57]) zur Quelle für die Artbildung, zumal für die Bildung sog. nützlicher Eigenschaften werden kann — also zu dem Problem des Neo-Lamarkismus hinleiten, dessen hochinteressante Bearbeitung wir Wettstein[57]) verdanken.

Bezüglich der Frage nach Erklärung der einzelnen Anpassungserscheinungen wie des specifisch nützlichen Reactionsvermögens der lebendigen Substanz überhaupt sei betont, dass die Feststellung und Analyse der teleologischen oder finalen Bedeutung selbst keine Erklärung bietet, und dass die Verfolgung der Causalkette, die Forschung wenigstens nach den nächsten Ursachen niemals aus dem Auge zu verlieren ist. So manche Bemühung in dieser Richtung ward im Obigen angedeutet, so bezüglich der Seitenkettentheorie Ehrlich's[26]), bezüglich des Umbaus der mechanischen Gewebe und des Sehens Schielender. — Die ursächliche Bedeutung der geänderten Function für eine eventuell wahrnehmbare

*) Es sei nicht unterlassen auch hier die Unterscheidung zu betonen, welche zu machen ist zwischen nachweisbar anpassungsmässiger Abänderung des Individuums sowie eventuell seiner Descendenz und angeborener Ausstattung mit sog. nützlichen, «angepassten» Eigenschaften. Man mag sich diese durch Variation bezw. Anpassungsreaction in der Vergangenheit «erworben» und «erblich übertragen» denken, eine Vermengung der beiden Gruppen von Erscheinungen durch Bezeichnung beider als «Anpassungsphaenomene» erscheint mir nicht empfehlenwerth.

Aenderung der Form und Structur hat speciell W. Roux[59]) erkannt und durch die Bezeichnung „functionelle Anpassung oder Anpassung durch die Function an die Function“ ausgedrückt: die geänderte Function begünstigt, speciell durch Ausbreitung des „functionellen Reizes“, die Entstehung und Ausbildung der ebenpassenden Formänderung vor anderen möglichen Variationen. — Schon Pflüger[59]) hatte seine teleologische Mechanik auf die Voraussetzung gegründet, dass die lebendige Substanz von vornherein das Vermögen besass in zweckmässiger Weise auf ihre Umgebung zu reagieren. Andererseits hatte bereits A. Dohrn[59]) den Funktionswechsel (d. h. das Sinken der Hauptfunktion und die Steigerung einer bestimmten Nebenfunction entsprechend einer geänderten, speciell parasitischen Lebensweise) als umgestaltendes Princip erkannt und dessen hohe Bedeutung erläutert für die correlative Variation und für die degenerative, zum Polymorphismus führende Umgestaltung einzelner Körpertheile wie ganzer Organismen. Von genealogischen Fragen knüpfte er hieran speciell das Problem des Ursprungs der Wirbelthiere.

Auf botanischem Gebiete vertritt vor allen Wettstein den Gedanken „functioneller Anpassung“, welcher uns unstreitig das staunenswerthe Vermögen einer spezifisch nützlichen Reactionsweise, einer stricten Anpassung auf bestimmte äussere Reize hin verständlicher macht.

Allerdings bedarf die rein phaenomenalistische Bearbeitung selbst noch dringend der vielseitigsten Inangriffnahme zur Ausfüllung der sehr zahlreichen Lücken im Thatsachenmateriale. Es mag darum manchem der Begriff der Anpassung als einer exogenen, auf einen specifischen Nutzeffect gerichteten Abänderung, wie er im Vorstehenden vertreten wurde, vielleicht als etwas weit gefasst erscheinen. Gewiss könnte auf den ersten Blick die Vereinigung von Morphologischem und Functionellem befremden und die Verknüpfung zahlreicher Einzelerscheinungen aus verschiedenen Gebieten als erzwungen und unberechtigt erscheinen. Ich möchte demgegenüber einerseits das begrifflich Gemeinsame, wie es die obige Definiction gibt, nochmals hervorheben, vor allem aber den praktischen Werth einer solchen Zusammenfassung betonen. Verleiht dieselbe doch einer Anzahl von Einzelthatsachen ein allgemein biologisches Interesse seitens der Bearbeiter recht verschiedener Wissenzweige und fördert dadurch deren anregende Wechselwirkung. Zudem vermag die Analogisierung der differenten Erscheinungsgebiete die Quelle heuristischer Schlüsse und fruchtbarer Arbeitshypothesen abzugeben.

Der Standpunkt eines vorzeitigen Erklärenwollens der Einzelfälle à tout prix würde hingegen gar sehr an das Verhalten eines Patienten erinnern, dessen erste und grösste Sorge es ist zu erkunden, woher er doch nur krank geworden sein mag — um sich bald bei einer sehr fragwürdigen „Erklärung“ zu beruhigen.

Litteratur.

1) Joh. Müller, Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes. Leipzig, 1826, II. 2. «Von den Energieen des Gesichtssinnes». S. 44—55. — Handbuch der Physiologie. II. Bd. 2. Abtheilung, 5. Buch. Von den Sinnen. Nothwendige Vorbegriffe. S. 249—275. Coblenz, 1838.

2) Rob. Mayer, Über Auslösungen 1875. Auch Ges. Abh. 3. Aufl. 1893. Vgl. Ed. von Lippmann, Robert Mayer und das Gesetz vou der Erhaltung der Kunst. Ztschr. f. Naturw. Leipzig, 1877. S. 1—36, speciell S. 32.

3) Cl. Bernard, Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux. Vol. I. Sept. leçon. p. 240—292. I. éd. 1878, II. éd. 1885.

4) W. Ostwald, Über Katalyse. Vortrag. Leipzig 1902. — G. Bredig, Anorganische Fermente. Leipzig 1901 uud Die Elemente der chemischen Kinetik, mit besonderer Berücksichtigung der Katalyse und der Fermentwirkung. Ergeb. d. Phys. I. Jg., 1. Bd. S. 135—212, 1902.

5) I. P. Pawlow, Die Arbeit der Verdauungsdrüsen. Uebers. von A. A. Walther. Wiesbaden 1899 und Das Experiment als Methode naturwissenschaftlicher Forschung. Wiesbaden, 1900. Vgl. die daselbst citierte Litteratur.

6) E. Hering, Zur Lehre vom Lichtsinn. S. B. d. Wiener Akad. Bd. 66, 68, 69, 70. III. Abth. 1872—74. Auch sep., Zur Theorie der Vorgänge in der lebendigen Substanz. Lotos Bd. 9, 1888. — Über Newton's Gesetz der Farbenmischung. Lotos N. F. Bd. 7. 1886. Auch sep., Über Ermüdung und Erholung des Sehorgans. Arch. f. Ophth. Bd. 37. III. S. 1. 1891.

7) Vgl. A. Tschermak, Die Hell-Dunkeladaptation des Auges und die Function der Stäbchen und Zapfen. Ergeb. d. Physiol. I. Jg., 2. Bd. S. 695—800, 1902.

8) L. Mach, Über die physiologische Wirkung räumlich vertheilter Lichreize. 2., 3., 4. Abh. S. B. d. Wiener Akad. Bd. 54., II. Abth. S. 131 und S. 393, 1866, Bd. 57., II. Abth. S. 11. 1868 und Vierteljahrsschr. f. Psychiatrie, 1868. — E. Hering, Zur Lehre vom Lichtsinne. 4. Mitth. S. B. d. Wiener Akad. Bd. 69., III. Abth. 1874, § 32 und Über Irradiation. (Nachtrag zu Bd. III., Theil 1.) Hermann's Handbuch der Phys. Bd. III., 2. Theil. S. 440—448, 1880. — Vgl. auch A. Tschermak, Über Contrast und Irradiation. Ergeb. d. Physiol. II. Jg., 2. Bd. S. 726—798, 1903.

9) Ed. Weber, Muskelbewegung. Wagner's Handwörterbuch. III., 2. S. 1—122, 1846. Heidenhain, Mechanische Leistung, Wärme-Entwickelung und Stoffumsatz bei der Muskelthätigkeit. Leipzig, 1864. — A. Fick, Myothermische Untersuchungen. Sammlung. Wiesbaden 1889. — Vgl. auch J. Bernstein und A. Tschermak, Über die Beziehung der negativen Schwankung des Muskelstromes zur Arbeitsleistung des Muskels. Pflüger's Arch. Bd. 89, 1902. S. 289.

10) A. Tschermak, Über den Einfluss localer Belastung auf die Leistungsfähigkeit des Skeletmuskels. Pflüger's Arch. Bd. 91. S. 217, 1902.

11) W. Straub, Zur Physiologie des Aplysienherzens. Pflüger's Arch. Bd. 86, 1901. S. 504. und Bd. 103, 1904. S. 429.

12) W. Biedermann, Über das Herz von Helix pomatia. S. B. d. Wiener Akad. 89. Bd., Abth. III, 1884.

13) F. B. Hofmann, Über die Aenderung des Contractionsablaufes am Ventrikel und Vorhof des Froschherzens bei Frequenzänderung und im hypodynamen Zustande. Pflüger's Arch. Bd. 84. S. 130, 1901. Vgl. auch Pflüger's Arch. Bd. 72. S. 409, 1898.

14) G. Köster und Tschermak, Üeber den Nervus depressor als Reflexnerv der Aorta. Pflüger's Arch. Bd. 93. S. 24, 1902.

15) A. Tschermak, Über die Bedeutung der Lichtstärke und des Zustandes des Sehorgans für farblose optische Gleichuugen. Pflüger's Arch. Bd. 70. S. 297, 1898. Vgl. auch Bd. 82. S. 559, 1900.

16) C. Hess, Studien über Nachbilder. Arch. f. Ophth. Bd. 40., II. S. 259, 1894 und Bd. 51, II. S. 225, 1900. Ferner: Untersuchungen über den Erregungsvorgang im Sehorgan bei kurz- und bei längerdauernder Reizung, Pflüger's Arch. Bd. 101. S. 225, 1904. — Vgl. auch A. A. Walther, Beobachtungen über den Verlauf centraler und extramacularer negativer Nachbilder. Pflüger's Arch. Bd. 77. S. 53, 1899, spec. S. 67.

17) E. Hering, bezüglich gleichfarbiger und Lichtinduction. Zur Lehre vom Lichtsinne. § 15—17, 32—33. Vgl. Pflüger's Arch. Bd. 41. S. 10 und 363; Bd. 43. S. 1; Bd. 39. S. 165; Bd. 47. S. 239 und Zeitschr. f. Psych. u. Physiol. d. S. 0. Bd. I. S. 28. Vgl. auch Kuhnt, Arch. f. Ophth. 27, III. S. 1. und A. Tschermak, Ergeb. d. Phys. II. Jg., 2. Bd. S. 748.

18) S. Garten und S. Bloom, Vergleichende Untersuchungen der Sehschärfe des hell- und des dunkeladaptierten Auges. Pflüger's Arch. Bd. 72. S. 372, 1898.

19) A. A. Walther, Die secretorische Arbeit der Bauchspeicheldrüse. I. D. Petersburg 1896 und Arch. des sc. biol. Bd. 7, 1899.

20) A. Sokolow, Vers. nordischer Naturforscher und Aerzte im Helsingfors. Juli 1902. S. 32.

21) Weinland, Über die Lactase des Pankreas. Zeitschr. f. Biol. Bd. 38. S. 607, 1899.

22) F. A. Bainbridge, Über die Anpassung des Pankreas an verschiedene Nahrungsmittel. Proceed. of the Royal Soc. 1903. Vol. 72. S. 35—39. und J. of phys. Vol. 31. p. 98. 1904.

23) Bayliss und Starling, The mechanism of pancreatic secretion. Journal of physiol. Vol. 28. p. 325, 1902. und Vol. 30. p. 61. 1903. Vgl. auch Proc. Roy. Soc. Bd. 69. p. 352, 1902 und C. Bl. f. Physiol. Bd. 15, 1902. S. 682. Vgl. Enriquez et Hallion, C. R. de la soc. de biol. 1903. p. 233, 363; Fleig, ebenda p. 353, 293, 462; Bainbridge[22]).

24) F. Miescher, Schweizer. Literatursammlung zur internationalen Fischereiausstellung in Berlin, 1880 und Ges. Werke. Vgl. auch C. v. Voit, Hermann's Handbuch d. Phys. VI. Bd. 1. Th. S. 98—99, 1881.

25) O. Cohnheim, Die Kohlhydratverbrennung in den Muskeln und ihre Beeinflussung durch das Pankreas. I. Mitth. Ztschr. f. physiol. Chemie. Bd. 39. S. 336, 1903. — Vgl. auch J. Stoklasa, Beiträge zur Kenntnis der aus der Zelle höher organisirter Thiere isolirten, gärungserregenden Enzyme. (Litteratur). C. Bl. f. Phys. Bd. 17. S. 465, 1903. — Über innere Secretion der lymphatischen Organe s. J. Donath und K. Landsteiner Ztschr. f. Hyg. Bd. 43. S. 552, 1903.

26) P. Ehrlich, Die Schutzstoffe des Blutes D. Med. Wochenschr. 1901. Nr. 50—52 und Gesammelte Arbeiten zur Immunitätsforschung. Berlin, 1904. Vgl. auch L. Aschoff, Ehrlich's Seitenkettentheorie. Zusammenfassende Darstellung. Zeitschr. f. allg. Physiologie. Bd. I. Anhang S. 69., auch sep. Jena, 1902.

27) Th. W. Engelmann, Ueber experimentelle Erzeugung zweckmässiger Aenderung der Färbung pflanzlicher Chromopylle durch farbiges Licht. Arch. f. Phys. 1902. Suppl. S. 333. — N. Gaidukow, Über den Einfiuss farbigen Lichtes auf die Färbung lebender Oscillarien. Anhang z. d. Abh. d. Berl. Akad., 1902. 36 S.

28) E. Strassburger, Wirkung des Lichtes und der Wärme auf die Schwärmsporen. Jena 1878. — Stahl, Über den Einfluss von Richtung und Stärke der Beleuchtung auf einige Bewegungserscheinungen im Pflanzenreich. Bot. Ztg. 1880 und: Zur Biologie der Myxomyceten. Bot. Ztg. 1884.

29) M. Rubner, Über die Anpassungsfähigkeit des Menschen an hohe und niedrige Lufttemperaturen. Arch. f. Hyg. Bd. 38. S. 120, 1900. — O. von Fürth, Vergl. chemische Physiologie der niederen Thiere Jena 1903. XII. (Anpassung an Süss- und Salzwasser).

E. Pflüger, Pflüger's Arch., Bd. I. S. 61, 274, 686; Bd. II. S. 156; Bd. X. S. 251; Bd. XIV. S. 1; Bd. XXIX. S. 244.

A. Durig, Über Aufnahme und Verbrauch von Sauerstoff bei Aenderung seines Partiardruckes in der Alveolarluft. Arch. f. Phys. 1903. Suppl. S. 209. — entgegen Rosenthal, Arch. f. Physiol. 1902. S. 167 und Suppl. S. 278.

W. M. Bayliss, On the local reactions of the arterial wall to changes of internal pressure. Journ. of physiol. 28. Bd. p. 220, 1902.

L. Asher, Untersuchungen über die Eigenschaften und die Entstehung der Lymphe. Zeitschr. f. Biol. Bd. 36. S. 154; Bd. 37. S. 261, 1899; Bd. 40. S. 180 und S. 333, 1900. Ferner: C. Bl. f. Phys. Bd. 16. S. 203 und S. 704, 1902. Vgl. auch F. A. Bainbridge, Journ. of physiol. Bd. 28. p. 204, 1902.

30) R. Fick, Über die Form der Gelenkflächen. Arch. f. Anat. 1890, S. 391.

31) Marey, La machine animale. II. éd. Paris, 1878. p. 101.

Roux, Ueber die Selbstregulation der «morphologischen» Länge der Skeletmuskeln des Menschen. 1883. Ges. Abh. Bd. I., Nr. 8. Bez. Bindegewebe Nr. 4. S. 362.

Strasser, Zur Kenntnis der functionellen Anpassung der quergestreiften Muskeln. Stuttgart 1883.

Joachimsthal, Ueber Selbstregulatorische Vorgänge im Muskel. Arch. f. Phys. 1896 S. 338 u. Arch. f. Chir. Bd. 54. S. 503, 1897.

J. Demoor, Travaux Inst. Solvay V. S. 327, 1903. — Vgl. auch A. Levy, Über die Anpassung des Bindegewebes. Arch. f. Entw. Mech. 1903.

32) F. B. Hofmann und A. Bielschowsky, Über die der Willkür entzogenen Fusionsbewegungen der Augen. Pflüger's Arch. Bd. 80. S. 1. 1900. — F. B. Hofmann, Einige Fragen der Augenmuskelinnervation, I. Dic motorische Anpassung des Auges. Ergeb. d. Phys. II., Bd. 2. S. 799—817.

33) R. du Bois-Reymond, Über das angebliche Gesetz der rcciprokcn Innervation

antagonistischer Muskeln. Arch. f. Physiol. 1902. Suppl. S. 27. Vgl. auch Specielle Muskelphysiolgie oder Bewegungslehre. Berlin, 1903.

34) Sherringtou, On the innervation of antagonistie muscles. I. Journ. of phys. 1892. Vol. 13. p. 722., II. Procced. R. S., Vol. 52. p. 333, 1893; III. Procced. R. S. Vol. 53. p. 407, 1893; IV. Brit. Med. Journ., 1893, 10 Juni; V. Procced. R. S. Vol. 60. p. 414; VI. Journ. physiol. Vol. 13. p. 26, 1899, Suppl.; VII. Procced. R. S. Vol. 66. p. 66, 1900. Vgl. auch H. E. Hering und C. S. Sherrington, Über Hemmung der Contraction willkürlicher Muskeln bei elektrischer Reizung der Grosshirnrinde. Pflüger's Arch. Bd. 68. S. 222, 1898. H. E. Hering, Die intracentralen Hemmungsvorgänge in ihrer Beziehung zur Skeletmuskulatur. Ergeb. d. Phys. I. 2. S. 503—533. Ferner: Topolansky, Arch. f. Ophth. Bd. 46, II. S. 452, 1898.

35) Jul. Wolff, Über die innere Architektur der Kuochen. Virchow's Arch. Bd. 50, 1870. S. 389 und Das Gesetz der Transformation bei Knochen, Berlin 1892.

H. Meyer, Die Architektur der Spongiosa. Arch. f. Anat. u. Phys. 1867 und: Die Statik und Mechanik des menschlichen Knochengerüstes, 1873.

W. Roux, Ueber die Leistungsfähigkeit der Principien der Descendenzlehre zur Erklärung der Zweckmässigkeiten des thierischen Organismus, 1880. Ges. Abh. Bd. I., Nr. 3 (ferner Nr. 4, Nr. 9). — Über die Dicke der statischen Elementartheile und die Maschenweite der Substantia spongiosa der Knochen. Ztschr. f. orthop. Chir. Bd. 4, 1896. Vgl. auch Ges. Abh. Bd. I., Nr. 7 (Schwanzflosse des Delphins).

Gebhardt, Über functionell wichtige Anordnungsweisen der gröberen und feineren Bauelemente des Wirbelthierknochens Arch. f. Entw. — Mech. Bd. 11. S. 383 u. Bd. 12. S. 1 u. S. 167, 1901.

36) Entgegen der Auslösungstheorie für die Ausbildung und Neuproduction der mechanischen Gewebe in belasteten Pflanzen (Hegler und Pfeffer, Über den Einfluss von Zugkräften auf die Festigkeit und die Ausbildung mechanischer Gewebe in Pflanzen, S. B. d. sächs. Ges. d. Wiss. 1891. S. 638, ebenso Richter für Chara (1892), Wiedersheim (1902) an Trauerbäumen unentschieden) hat zuerst E. Küster die Angabe über Neubildung mechanischer Gewebe wiederlegt (Beiträge zur Anatomie der Gallen Flora Bd. 78. S. 117, 1900; Biolog. C. Bl., Bd. 20. S. 529, 1900; Pathol. Pflanzenanatomie, Jena, 1903). Später wies H. Vöchting den correlativ bestimmenden Einfluss des Scheitelsprosses auf die Ausbildung jener Gewebe nach. (Zur experimentellen Anatomie. Nachr. d. Göttinger Ges. d. Wiss., 1902, Heft 5). Durch O. Melville Ball (Jahrb. d. wiss. Botanik Bd. 39. S. 305. 1903 — unter Leitung von Pfeffer) wurden die Angaben Hegler's zurückgenommen. Dafür, dass trotz dieser Einschränkung eine Erhöhung der Tragfähigkeit und der Ausbildung meschanischer pflanzlicher Gewebe durch gesteigerte Inanspruchnahme möglich ist, sprechen — nach diesem Autor — die allerdings nicht eindeutigen Erfahrungen Worgitzky's (1887) an Kürbisranken mit und ohne Stütze, ferner die Structuränderungen bei Hemmung einer geotropischen Krümmung oder bei gewaltsamer Biegung, wie sie von Elfving und Wortmann (1887), ebenso von O. M. Ball (1903) beobachtet wurden.

37) W. Roux, Ges. Abh. Bd. I. Nr. 5, 6, 10 speciell S. 734. Vgl. auch I. S. 311, 348—349 und II. S. 281, 909, sowie Arch. f. Entw. Mech. Bd. XIII. S. 650 und 654.

38) W. Gebhardt, Auf welche Art der Beanspruchung reagiert der Knochen jeweils mit Ausbildung einer entsprechenden Architektur. Arch. f. Entw. — Mech. Bd. XVI. S. 377, 1903. S. auch Verh. d. anat. Ges. zu Halle, 1902, Ostern.

39) Hartmann, O. Mohr, Martens } cit. bei Gebhardt, — Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XII. S. 212 und Bd. XVI. S. 409.

40) W. Roux, Kritisches Referat über J. Wolff, «das Gesetz der Transformation der Knochen», 1893. Ges. Abh. Bd. I. Nr. 10. Vgl. ebenda Nr. 4. S. 281, 345, 385; ferner Nr. 5, 9—12.

41) Triepel, Die Stossfestigkeit der Knochen. Arch. f. Anat. 1900 und Einführung in die Physikalische Anatomie. Wiesbaden, 1902.

42) W. Roux, Der züchtende Kampf der Theile oder die Theilauslese im Organismus, 1881. Ges. Abh. Bd. I. Nr. 4.

Zschokke, Weitere Untersuchungen über das Verhältnis der Knochenbildung zur Statik und Mechanik des Vertebratenskelets. Zürich, 1892.

B. Solger, Ueber die Architektur der Stützsubstanzen. Leipzig, 1892.

Th. Eimer, Vergl. anatom.-physiol. Untersuchungen über das Skelet der Wirbelthiere. Die Entstehung der Arten. III. Th. Leipzig 1901. — Vgl. auch W. Gebhardt, Verh. d. Anat. Vers. z. Halle 1902. S. 66 u. 72.

43) E. Hering, Über das Gedächtnis als eine allgemeine Function der organisierten Materie. Alm. d. Wien. Akad., 1870; V. Hensen, Über das Gedächtnis. Kiel, 1877; — Vgl. Kohnstamm's Begriff der «Remanenz». Pflüger's Arch. Bd. 89. S. 240. 1902.

43a) Vgl. u. a. E. Hitzig, Über die Auffassung einiger Anomalien der Muskelinnervation (1872) Ges. Abh. I. Theil. S. 394, 1904; Untersuchugen zur Physiologie des Grosshirns

(1873) Ges. Abh. I. Theil. S. 36, 1904; Lähmuugsversuche am Grosshirn (1874), Ges. Abh. I. Theil S. 73, 1904. Ueber die Function des Grosshirns. Ebenda, S. 238 (1886).

A. Bickel, Müucheuer Med. Wochenschr. 1900, S. 1528 und Untersuchungen über den Mechanismus der nervöseu Bewegungsregulation. Stuttgart, 1903. — Vgl. A. Tschermak, Über Restitutions- und Compensationserscheinungen. IV. Cap. C. des Abschnittes «Das Grosshirn» in Nagel's II. B. der Phys., Braunschweig, 1904.

44) A. Tschermak, Über physiologische und pathologische Anpassung des Auges. Leipzig, Veit & Co., 1900. 30 S.

45) M. Sachs, Über das Sehen der Schielenden. Arch. f. Ophth. Bd. 43. S. 597, 1897 und Bd. 48, II. S. 443, 1899. — C. Gaudenzi, Di un doppio perimetro aploscopico per gli esami della funzione binoculare e delle sul alterazioni. Aun. di ottalm. Vol. 28, 1899. — Vgl. auch: F. B. Hofmann, Die neueren Untersuchungen über das Sehen der Schielenden. Ergeb. d. Physiol. Jg. I., Bd. 2. S. 801—846, 1902 und C. Hess, Die Anomalien der Refractiou und Accommodatiou. Graefe-Saemisch' Handb. d. Augenheilkunde. 2. Aufl., 1902.

46) A. Tschermak, Über anomale Sehrichtungsgemeinschaft der Netzhäute bei einem Schielenden. Arch. f. Ophth. Bd. 47, III. S. 508, 1899. — S. auch C. Bl. f. prakt. Augenhlkde. Nov., Dec., 1902.

47) W. Schlodtmann, Studien über auomale Sehrichtungsgemeinschaft bei Schielenden. Arch. f. Ophth. Bd. 51, II. S. 256, 1901.

48) A. Bielschowsky, Untersuchungen über das Seheu der Schielenden. Arch. f. Ophth. Bd. 50, II. S. 406, 1900.

49) A. Tschermak, Über die absolute Localisation bei Schielenden. Arch. f. Ophth. Bd. 55. I. S. 1, 1902.

50) R. Thoma, Untersuchuugen über die Histogenese und Histomechanik des Gefässsystems. Stuttgart, 1893, und (mit E. Fromherz). Entw. — Mech. Bd. 7. S. 677. 1898.

R. F. Fuchs, Zur Physiologie und Wachsthumsmechanik des Blutgefässsystems. Zeitschr. f. allg. Physiol. II. S. 15. 1902.

51) W. Roux, Beschreibung uud Erläuterung einer knöchernen Kniegelenks-Ankylose, Arch. f. Anat. 1885. Ges. Abh. Bd. I. Nr. 9.

52) J. Wolff, Über die Wechselbeziehungen zwischen der Form uud der Function der einzelnen Gebilde des Organismus. Verh. d. Ges. d. Naturf. und Aerzte 1901. Vgl. auch 35).

53) H. Nothnagel, Über Anpassungen und Ausgleichungen bei pathologischen Störungen. Z. f. klin. Med. Bd. X und XI. 1885, ferner Bd. XV. 1888, Bd. XVII. Suppl. 1890 und Brit. Med. Journ., 1894. S. 740.

54) M. Sachs und J. Meller, Über einige eigenthümliche Lokalisationsphaenomene in einem Falle von hochgradiger Netzhautincongruenz. Arch. f. Ophth. Bd. 57. S. 1, 1903.

55) A. Cieslar, Die Zuchtwahl in der Forstwirthschaft. C. Bl. f. d. ges. Forstwesen, 1890. — Die Erblichkeit des Zuwachsvermögens bei den Waldbäumeu. Ebenda, 1895. — Neues auf dem Gebiete der forstlichen Zuchtwahl. Ebenda, 1899.

56) G. Bounier, Cultures expérimentales dans les Alpes et les Pyrenées. Rev. gén. de Bot. II. S. 513.

Vgl. auch G. Henslow, The orgin of plant structures by self-adaption to the euvironment. London, 1895. K. Goebel, Über Studien und Auffassung der Anpassungserscheinungen bei Pflanzen. Anz. d. Münchener Akad. 1898. P. Gauchery, Ann des sc. nat. 1899. 8. sér. T. IX. p. 61. Al. Goette, Über Vererbung und Anpassung. Rede. Strassburg, 1898. J. W. Spengel, Zweckmässigkeit und Anpassung. Rede. Jena, 1898, auch Rev. scient. XI. p. 296, 1899. N. Cossmanu, Elemente der empirischen Teleologie. Leipzig, 1894. H. Driesch, Die organischen Regulationen. Leipzig, 1901. C. Rabl, Über die züchteude Wirkung functioneller Reize. Leipzig 1904.

K. Detto, Die Theorie der directen Anpassung. Jena 1904.

C. Herbst, Formative Reize in der thierischen Ontogenese. Leipzig, 1901.

W. Roux, Ueber die Selbstregulation der Lebewesen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 13. S. 610, 1902.

57) Wettstein, Der gegenwärtige Stand unserer Kenntnisse betreffend die Neubildung von Formen im Pflanzenreiche. Ber. d. d. bot. Ges., 1900. — Der Neo-Lamarkismus und seine Beziehungeu zum Darwinismus. Jeua, 1902. — Über directe Anpassung. Anz. d. Wiener Akad. d. Wiss., 1902. — Der gegenwärtige Stand der Rassenfrage. Land- und forstwirthschaftl. Unterrichtszeitung. XVI. Jg. S. 172, 1902.—Ferner die dort cit. Abhandlungen Wettstein's und seiner Schüler spec. Ueber directe Anpassung Anm. 19.

58) Dorfmeister, Ueber den Einfluss verschiedener während der Entwickelungsperiode angewendeter Wärmegrade auf die Färbung und Zeichnung der Schmetterlinge. Mitth. d. naturw. Ver. f. Steiermark 1864 und 1879. Auch sep. Berlin, 1880.

A. Weismann, Studien zur Descendenztheorie. Ueber den Saisondimorphismus der Schmetterlinge. Leipzig, 1875, und Äussere Einflüsse als Entwicklungsreize. Jena 1894.

Standfuss, Insectenbörse. 11. Jg. Leipzig, 1894 und 16. Jg. 1899; Entomolog. Ztschr. Nr. 12, 1895; Denkschr. d. Schweiz. Naturf. Ges. 1898 u. Handbuch der Grosschmetterlinge. II. A., Jena, 1896. Vgl. Gebhardt's Ref. im Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 13. S. 477, 1902.

E. Fischer, Allg. Ztschr. f. Entomologie, Bd. 6 (1901), Bd. 7 (1902). Naturwiss. Ges. St. Gallen 1902; Societas entomologica XIII (1899), XVI (1901), XVII (1902). Vgl. auch Transmutation der Schmetterlinge in Folge von Temperaturänderungen. Berlin, 1895, Ferner; R. F. Fuchs, E. Fischer's (Zürich) experimentelle Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. XVI. S. 651, 1903.

59) W. Roux, Kampf der Theile. Ges. Abh. Bd. I, Nr. 4; ferner Beiträge zur Morphologie der functionellen Anpassung. Bd. I. Nr. 7—9; Functionelle Anpassung (1894). Nr. 11.

E. Pflüger, Die teleologische Mechanik in der lebendigen Natur Bonn, 1877.

A. Dohrn, Der Ursprung der Wirbelthiere und das Princip des Functionswechels. Leipzig, 1875. — Vgl. auch: Geschichte des Krebsstammes, nach embryologischen, palaeontologischen und anatomischen Quellen bearbeitet. Jen. Ztschr. f. Med. u. Naturw. Bd. VI. S. 96 (bearbeitet 1867—1871).



Imprimé par ordre de l'Institut Impérial de Medicine Expérimentale.

Septembre 1904. S. Winogradsky, Rédacteur en chef.

IMPRIMERIE DE L'ACADÉMIE IMPÉRIALE DES SCIENCES.
Vass. Ostr., 9-ème ligne, № 12.